

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Bakalářská práce

**Ekologická charakteristika rostlin vázaných na požárové
disturbance lesa v širším geografickém kontextu**

**Ecological characteristics of plants dependent to forest fire disturbances in a broad
geographical context**

Karolína Pánková

Školitel: Mgr. Martin Adámek

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně a uvedla veškeré využitě
informační zdroje a literaturu.

V Praze, 19. 8. 2016

Karolína Pánková

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především svému školiteli,

Mgr. Martinovi Adámkovi, za nekonečnou důvěru,

optimismus a cenné rady při zpracovávání mé bakalářské práce.

Přátelům a rodině pak děkuji za podporu a společnost ve chvílkách protivenství.

Abstrakt

Tato práce se zabývá charakterem požárové disturbance jako fenoménu ovlivňujícímu vývoj rostlinných společenstev naší planety. Dále se věnuje možnostem odpovědi jednotlivých druhů na tuto disturbance spolu s identifikací strategií vybraných druhů v širším geografickém kontextu. Na závěr se věnuje tematice druhu *Calluna vulgaris*, čímž odkazuje na možnou navazující diplomovou práci.

Klíčová slova: požárová ekologie, požárová disturbance, strategie přežití

Abstract

This thesis deals with the character of fire disturbance as a phenomenon influencing the evolution of plant communities on Earth. It further discusses the possible responses of individual species to this disturbance and identifies the strategies of selected species in a broader geographical context. Finally, it brings the topic of the species *Calluna vulgaris* under discussion, which refers to the possibility of a follow-up master thesis.

Key words: fire ecology, fire disturbance, survival strategies

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Požárová ekologie	8
2.1	Charakteristika požárové disturbance	8
2.2	Typy lesních požárů	9
2.3	Odpověď rostlin na požár	10
3	Ekologická charakteristika vybraných druhů vázaných na požárové disturbance	
	13	
3.1	Mediterrán.....	13
3.2	Austrálie	15
3.3	Boreální lesy	16
3.4	Temperátní lesy.....	19
3.5	Vřesoviště.....	21
4	Závěr	23
5	Seznam pramenů a literatury.....	24

1 Úvod

Požárová disturbance v lesním ekosystému je fenomén historicky úzce spjatý s formováním vegetace naší planety. Dlouhodobý kontakt lesních ekosystémů a opakovaných požárových událostí vedl k vytvoření širokého spektra adaptací, které umožnily druhům vystaveným takovýmto podmínkám persistovat a úspěšně se reprodukovat.

Tato práce si klade za cíl postihnout charakter požárové disturbance jako takové, popsat odpověď, jakou na ni rostliny reagují a identifikovat druhy, které jsou obecně považované za pyrofyty či vázané na požárová stanoviště. Vybrané druhy poté charakterizuje z hlediska jejich nároků na vlastnosti prostředí a z hlediska schopnosti čelit extrémním podmínkám, jakým jsou vystaveny při lesním požáru.

2 Požárová ekologie

Oheň je proces odedávna utvářející ráz planety.

Jeho přítomnost lze ve fosilním záznamu pozorovat od období siluru (420 mil. let), kdy současně dochází ke kolonizování suchozemského povrchu prvními rostlinami, jejichž na uhlík bohaté struktury ohni poskytují zásadní palivo. Výskytem rozsáhlých historických požárů pak koreluje s koncentrací atmosférického kyslíku, jejíž vzestup zapříčinil zvýšenou oxidaci a hořlavost paliva i v průběhu vlhkých období (Bowman et al., 2009).

Společně s větrnými polomy, hurikány, tektonickou aktivitou, povodněmi atd. je požár řazen mezi ekosystémové disturbance abiotického typu. Od těchto ostatních narušení se však významně odlišuje tím, že u něj nacházíme i jisté paralely s herbivorií (Bond and Keeley, 2005), které jeho vliv na druhové složení a strukturu společenstva specificky rozšiřují nad standardní schopnost odstranění biomasy a dočasného vyvedení ekosystému z ustálených podmínek: Stejně jako herbivor, oheň pohlcuje komplexy organických molekul a přetváří je v organické a minerální produkty dále figurující v přírodním koloběhu. Palivem podporujícím požár je dále stejně jako živý i mrtvý materiál, ze kterého se tak uvolní jinak hůře dostupné živiny.

2.1 Charakteristika požárové disturbance

Požár jako takový lze charakterizovat několika způsoby. Nejčastější charakteristikou je tzv. severita požáru, která odráží dopad požáru na ekosystém z hlediska úmrtnosti vegetace a úbytku organického materiálu (Keeley, 2009). Jednotlivé požáry jsou pak dále popisovány těmito vlastnostmi: Intenzita, rozloha, typ a rychlost postupu hranice (Archibald et al., 2013). Ze souboru dat týkajících se opakovaných požárových událostí na daném území lze vyvodit celkový požárový režim ekosystému (fire regime), který je pak charakterizován pomocí maximální intenzity a maximální rozlohy požáru, délky období mezi dvěma požárovými událostmi, průměrné hodnoty ročně spálené plochy a intervalu návratu požáru (FRI – fire return interval).

Intenzita požáru je měřítkem ohněm uvolněné energie. Vliv na její hodnotu má rychlost šíření fronty požáru, objem pohlceného paliva na jednotku plochy a nejnižší teplota nutná ke vznícení materiálu. Další určující proměnnou pak může být délka plamene.

FRI a čas mezi následujícími požáry určují periodu, během které vegetace realizuje růst a založení struktur, které jí pomohou překonat další nepříznivé podmínky.

Požárový režim je ustálený rys ekosystému, na který jsou do určité míry druhy daného společenstva adaptovány, a proto jeho případná modifikace (např. snížení či snížení frekvence požárů) způsobená přílišným potlačováním požárů či aplikováním nevhodně navrženého managementu může vést k nežádoucím změnám ve druhové skladbě společenstva, např. podpoře či vyloučení určitých druhů (Archibald et al., 2013).

Výskyt požárů zpravidla není omezený na určité období roku, ačkoli k častějším a rozsáhlejšími událostem zpravidla dochází za sušších podmínek, které vedou k podpoření dostupnosti paliva.

2.2 Typy lesních požárů

V lesních ekosystémech se mohou vyskytnout tři typy požáru, které jsou definovány na základě patra, které požár zasáhne: podzemní, pozemní a podzemní.

Podzemní požár (ground fire) se plíživě šíří vrstvou opadu – jeho palivem jsou kořeny, zahrabané zbytky dřeva a rozkládající se organický materiál. Jeho spodní hranice je určena dosažením úrovně minerálního podkladu či zvýšením půdní vlhkosti nad míru, která může být postupujícím požárem kompenzována (velmi suché oblasti mohou prohořet až do hloubky několika metrů). Nejčastěji lze požár tohoto typu detekovat pomocí přítomnosti kouře pronikajícího hrabankou, pro to je však nutné, aby byla zasažena i její svrchní vrstva. Pokud k tomu nedojde, požár může v podrostu hořet neodhalen i po dobu několika měsíců, takže i přes pomalou expansi dosáhne značného rozsahu.

Pozemní požár zasahuje les od úrovně čerstvého opadu po úroveň mladých stromků a keřů. Intenzita požáru tohoto typu může dosahovat vysokých hodnot, při kterých je požár schopen spálit i objemné ležící kmeny, plameny však nedosahují korun stromového patra.

Těch je dosaženo při požáru korunového typu, k jehož zažehnutí může dojít bleskem, častěji ale rozšířením požáru pozemního. Příčinou může být „vyšplhání“ plamenů do korun přes hořlavý povrch kmene dospělých stromů, nebo dosažením potřebné délky plamenů pozemního požáru. Ve chvíli, kdy oheň zasáhne korunu, může dojít k přerušení kontinuity mezi úrovněmi a požár se pak dále šíří přes blízké větve sousedních stromů.

Obvykle se vyskytuje kombinace několika typů lesních požárů.

2.3 Odpověď rostlin na požár

Paleoekologické záznamy umožňují datovat výskyt lesních požárů až do období karbonu – druhové složení, fungování a životní strategie vegetace je tak nutně do jisté míry požárovou disturbancí determinována, jak je známo například z oblastí boreálních, dubových či modřínových lesů.

Odpovědi rostlin na opakovanou požárovou disturbanci je osvojení si řady vlastností, které jim napomáhají v persistenci za těchto extrémních podmínek (tzv. fire-related traits). Takovými vlastnostmi jsou morfologické či fyziologické adaptace, mezi které patří fenomény jako je například schopnost regenerace postiženého jedince díky obnově z meristematických struktur na kořenech/ukrytých pod kůrou kmene, jejichž aktivita může být aktivována teplotou požáru (tzv. resprouting), serotinie (zadržení části semen v žáruvzdorných šiškách nebo plodech pokrytých pryskyřicí, k jejímuž rozpouštění a následnému uvolnění semen dochází při exponování vysoké teplotě), hořlavost, požárem indukované kvetení, kouřem stimulované klíčení semen a další.

Druhy, kterým odpovídají výše popsané vlastnosti, jsou ekologickou skupinou nazývanou pyrofyty.

Může být diskutována otázka, zda jsou tyto vlastnosti skutečně adaptacemi na disturbanci požárem, či zda se jedná o tzv. exaptace - vlastnosti, jejichž vznik byl podmíněn jinými faktory, než jakým jsou v současnosti vystaveny a funkčně na ně odpovídají. Bradshaw, 2011, takto podrobuje zkoumání řadu obecně přijímaných požárových adaptací a mnoha z nich nalézají otazníky u jejich původní funkce (například resprouting shledává jako obecnou odpověď na disturbanci – tedy i větrné polomy, povodně, mráz, sucho – narušující architekturu koruny; impregnování pryskyřicemi a

oleji, které je příčinou zvýšené hořlavosti rostliny, považuje za obranu před herbivory atp.). Jisté však je, že nezávisle na ní, podporují tyto vlastnosti fitness požáru vystaveného jedince.

Specifické kombinace výše popsanych vlastnosti odpovídají třem základním strategiím přežití požáru.

Strategie **tolerance** se vyznačuje tím, že rostlina vystavená požáru sice utrpí závažné poškození, následně je však schopná rychle regenerovat díky obnově z meristematických pupenů pod ohořelou kůrou (ta má za následek tzv. epikormický růst) nebo na kořenech. Druhy s touto strategií jsou označovány pojmem „resprouters“. Cena za možnost obnovy z přežívajících meristémů je ta, že produkce semen těchto druhů je obecně nižší než u druhů neschopných tohoto typu regenerace, což odpovídá tomu, že větší část živin musí ukládat do zásobních orgánů (Bradshaw et al., 2011). Stejně tak je pozorován také vliv na klíčivost, rychlost klíčení i životaschopnost semenáčků (Bond and Midgley, 2001).

Příkladem mohou být druhy mediteránních křovinných biotopů: *Quercus suber*, *Q. coccifera*, *Erica arborea*, *Arbutus unedo* a další.

Druhou základní strategií je **resistence**. Jejím projevem jsou zejména protektivní struktury, díky kterým je rostlina schopná přežít disturbanci požárem jen s minimálním poškozením: Takovou strukturou je především modifikovaná kůra kmene, která bývá tlustá, nehořlavá a poskytuje živým pletivům před teplotou požáru. Někdy na ní lze pozorovat tzv. ohňové jizvy – zuhelnatělé oblasti, se kterými byly plameny v kontaktu. Druhy jsou schopné rychlého růstu, díky kterému jsou brzy hořlavé části koruny mimo dosah plamenů pozemního typu, který v oblastech s dominancí této strategie často převažuje, a dále odhazování suchých přízemních větví, čímž je snížena možnost rozšíření ohně do korun. Poškození jsou však vystavena mladá vývojová stadia.

Tzv. „resisters“ jsou druhy převažující na eurasijském kontinentě. Patří sem např. *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* nebo zástupci rodu *Larix*. V Severní Americe se značnou rezistencí k požárům projevují dlouhověkové obří sekvoje (*Sequoiadendron giganteum*, *Sequoia sempervirens*): jejich rozbrázděná, místy vzduchem naplněná kůra

o tloušťce 30-80 cm, jim zajišťuje ochranu v podmínkách požárových disturbancí opakujících se v periodou 3-35 let (Thomas and McAlpine, 2010, str. 92). U příbuzného druhu *Sequoia sempervirens* je však dokumentována i regenerační schopnost z podzemních pupenů.

Intolerance je strategií, která zahrnuje do životního cyklu rostliny destrukci dospělé rostliny požárem. Druhy, jež se k ní řadí, nemají žádné protektivní struktury, naopak se vyznačují vysokou hořlavostí. Obnova společenstva je realizována buď prostřednictvím semenné banky, nebo díky lehkým, vzduchem šířícím se semenům, které uvolněný prostor osidlují z okolí. V obou případech následuje rychlý vývoj, protože klíčení těchto druhů je často stimulováno zvýšenou půdní teplotou a kouřem – za signál v kouři spouštějící klíčení je obecně považován karrikin 1 (3-methyl-2*H*-furo[2,3-*c*]pyran-2-one) (Nelson et al., 2009).

Semenáčky pak navíc profitují z odhaleného minerálního povrchu, zlepšených světelných podmínek a prostoru dočasně zbaveného kompetitorů.

Obecně lze požárovou disturbanci považovat za faktor podporující přirozenou obnovu ekosystémů – startovní linku sukcese. Odhalením minerální půdy, uvolněním živin z odumřelé biomasy, zlepšením světelných podmínek a snížením kompetice vychyluje ekosystém z obvyklých podmínek a tím stimulaci regenerace společenstev.

3 Ekologická charakteristika vybraných druhů vázaných na požárové disturbance

3.1 Mediterán

Středomořská kotlina je oblast, jejíž vegetace byla dlouhou dobu formována opakujícími se požáry. Původní společenstva, v kterých pravděpodobně dominovaly především druhy stálezelených tvrdolistých dubů (*Q. ilex*, *Q. coccifera*, *Q. suber*) společně s planými olivovníky (*Olea oleaster*) a borovicemi (*Pinus pinea*, *P. halepensis*), byla v období starověku do značné míry vykáčena a převážně nahrazena sekundárními keřovitými biotopy (macchie, garrigue) které jsou typickým obrazem dnešního mediteránu.

Pro klima středomoří je typické střídání suchého teplého léta a mírné deštivé zimy. Opakované požáry způsobily ochuzení půd a zvýšily riziko eroze.

Na dlouhodobou koexistenci s ohněm vegetace zareagovala vývojem regeneračních mechanismů, jež lze pozorovat napříč celou oblastí: resprouting z podzemních, před žářem chráněných, orgánů (tolerance) a/nebo požárem stimulované klíčení semen. Kombinací těchto vznikají 4 funkční strategie (Pausas and Vallejo, 1999).

Quercus coccifera (dub kermesový, *Fagaceae*) je v dnešní době jedním ze základních druhů rozšířené macchie a garrigue (na jihu Francie tento porost pokrývá více než 100 000 ha) (Trabaud, 1991). Jedná se o stálezelený keř, výjimečně strom dorůstající výšky 5 metrů. Není specializovaný na určitý typ podkladu a dobře snáší nedostatek živin na vyprahlých svazích nebo skalách. Je schopný přežít nepříznivé podmínky jako je okus býložravci nebo období sucha. Jeho stanovištěm jsou často vyloučené nebo vypálené lesy.

Následkem požáru poškozujícího nadzemní biomasu dochází u tohoto druhu k intenzivní obnově z podzemních orgánů, nejčastěji z kořenů (Juli G Pausas, Carbó, Caturla, Gil, & Vallejo, 1999; Trabaud, 1991). Vliv na hustotu výhonů má především hustota porostu před požárem, pravděpodobně korelující s velikostí rezervoáru dormantních meristemických struktur (Malanson et al., 1988), a období, ve kterém je

populace postižena: Jarní požáry následuje resprouting ve větší míře než požáry podzimní, s čímž pravděpodobně souvisí mobilizace zásob na začátku vegetačního období a kondice rostlin po letním suchu. Na snížení schopnosti obnovy má také dopad kratší FRI: Ferran a kol. (1998) dokumentuje úbytek nadzemní biomasy u populacích vystavených požáru opakovaně v porovnání s těmi, které mu byly vystaveny pouze jednou. Degenerativní znaky, pozorovatelné u druhů, jejichž obnova závisí na výskytu disturbancí, (Trabaud, 1991) ve své dlouhodobé studii nepozoruje ani na jedincích stáří 30 let. Navzdory kapacitě čile reagovat na poškození požárem se tak nezdá, že by byla populace *Q. coccifera* požárovou disturbancí podmíněná (Ferran et al., 1998).

Quercus suber (dub korkový, *Fagaceae*) je stálezelený strom, přirozeně se vyskytující na vápnatém podloží. Vytváří porosty, ve kterých se vyskytuje jako dominantní dřevina sám, nebo v kombinaci s *Q. ilex*, *Q. rotundifolia*, *Pinus pinea* nebo *Pinus pinaster*. Toleranci vůči požáru mu zajišťuje kůra, která funkčně izoluje živá pletiva od žaru plamenů pomocí vzduchem naplněných, korkových, buněk. Druh se takto dokáže bránit i opakovaným požárům, pokud je mezi nimi perioda dostačující k obnově korkové vrstvy. Jako stínomilná rostlina (Thomas and McAlpine, 2010, str. 91) profituje z uvolněného okolního prostoru, který požár zajistí. Samovolná obnovitelnost izolační vrstvy umožňuje plantážové pěstování tohoto druhu bez dopadu na jeho životaschopnost.

Po požáru *Q. suber* často regeneruje z meristematických struktur, které jsou umístěny v bazální části kmene, ale i v průběhu jeho délky: jedná se o jediný druh mediteránní flory schopný regenerace z nadzemních pupenů (Pausas, 1997).

Dalším mediteránním druhem, který je schopný vitální obnovy z podzemních pupenů, je *Arbutus unedo* (Planika obecná, *Ericaceae*). Jedná se o stálezelenou dřevinu vzhledu keře či nízkého stromku, která je často součástí macchií a garrigue – roste na mělkých, kamenitých a živinově chudých půdách. Klimaticky je přizpůsobena podmínkám suchého léta střídaného mírnou a vlhkou zimou, dlouhodobé vystavení mrazu nesnese.

Přestože je hojně zastoupena v křovinatých biotopech celého Středomoří, zřídka je dokumentován výskyt jejích semenáčků či její zastoupení v semenní bance. Na požár reaguje obligátně vegetativně pomocí regenerace z meristematických orgánů. Tuto reakci dokáže bez snížené vitality realizovat i po opakované disturbanci s poměrně

krátkou periodou návratu – pravděpodobným důvodem je velmi efektivní tvorba uhlovodíků, jejichž přebytek je kontinuálně ukládán do podzemních zásob (Konstantinidis, Tsiourlis, & Xofis, 2006; Mesléard & Lepart, 1989).

3.2 Austrálie

Australská flora je historicky determinována geografickou pozicí k rozvoji bohatého endemismu – endemických zde je přes 80 % druhů rostlin. Dominantními čeleděmi se staly *Proteaceae*, *Myrtaceae* a *Fabaceae*. Většinu kontinentu pokrývají pouštní a polopouštní oblasti, přesto je místní diverzita biotopů velmi rozsáhlá. Většina z nich je dlouhodobě vystavená opakovaným požárovým disturbancím, což vedlo k širokému přijetí řady požárových adaptací. U více než 60 % dřevin je dokumentována schopnost obnovy z meristematických pupenů lokalizovaných na kořenech/kmeni a klíčení semen mnoha druhů je indukováno požárovou disturbancí – teplotou či přítomností kouřových částic.

Oblasti sklerofylních lesů dominuje rod *Eucalyptus* (*Myrtaceae*), často popisovaný jako pyrofyt. Jeho široká diverzita mu umožnila osídlit různorodé podmínky, společným znakem však často zůstala schopnost tolerance požárové disturbance. Po lesním požáru jsou tyto druhy schopny rychle regenerovat z pupenů ukrytých pod kůrou kmene (Gouveia et al., 2010; Keeley et al., 2011) a to již od následující vegetační sezony (Catry et al., 2006). Druhy jsou známé vysokou hořlavostí, ale jejich často velmi tlustá kůra uchrání obnovovací struktury před poškozením vysokými teplotami. Letní požáry v této oblasti působí destruktivněji, protože za chladných a suchých zimních podmínek je nutné více času pro prohřátí a vznícení povrchu eukalyptů.

Výjimkou je *Eucalyptus cypellocarpa*, který má naopak kůru velmi tenkou, vlhkou a nehořlavou. Za přítomnosti požáru dochází k evaporaci vody z jejích svrchních vrstev a k zabránění zvýšení teploty na hodnotu nutnou ke vznícení rostliny.

Xanthorrhoea (žlutokap, *Xanthorrhoeaceae*, *Liliopsida*) je rod vytrvalých, xerofytických rostlin s atypickým sekundárním tloustnutím, díky kterému vytvářejí vzhled stromkovitého charakteru. Areál jejich výskytu se rozkládá pouze v Austrálii a Tasmánii, kde osidlují půdy nejrozličnějších podmínek, většinou jsou ale podmíněny teplým klimatem s množstvím srážek. V podmínkách opakovaných požárových

disturbancí jsou schopné přežívat i po stovky let – ochranu jim poskytuje silná a drsná kůra často pokrytá zbytky starého olistění. Požár sice spálí vrchol nesoucí listy, stimuluje však tvorbu nových stejně jako indukuje kvetení, je tak faktorem přirozeně spouštějícím obnovu a reprodukci tohoto rodu.

3.3 Boreální lesy

Boreální lesy jsou nejrozsáhlejším biotem planety. Jejich areál se rozkládá převážně na severní polokouli v oblasti Kanady, Skandinávie a Sibiře – tam je biot často označován také názvem tajga. Stromové patro tvoří povětšinou jehličnaté rody, jako jsou borovice, smrk a modřín (čeleď *Pinaceae*).

Biot je typický krátkým vegetačním obdobím (do 4 měsíců), velkými sezonními výkyvy teplot (v zimě až -50 °C oproti 10 °C v létě) a srážkami převažujícími nad výparem.

Dekompozice opadu probíhá v těchto podmínkách velmi pomalu, což vede k zadržování živin v odumřelé biomase (nízká tvorba humusu) a k okyselování půd.

Na opakovaně se vyskytující požárové disturbance reaguje vegetace boreálních lesů řadou adaptací, mezi společenstvy severoamerické a euroasijské oblasti lze však vysledovat významné rozdíly. Příčinou je pravděpodobně rozdílná požárová dynamika těchto kontinentů: pro Severní Ameriku jsou typické korunové požáry o vysoké intenzitě, zatímco v Eurasii jsou běžnější pozemní požáry nižší intenzity. Tento trend se doplňuje s tím, že šíření severoamerických druhů je podporováno požáry a usmrcení dospělých jedinců je přirozená součást jejich životního cyklu (tyto druhy jsou také označovány tzv. fire embracers), zatímco vývoj eurasijské vegetace vedl k druhům se schopností resistance k požáru a tendencí korunové požáry potlačovat (tzv. fire resisters) (Rogers et al., 2015).

U severoamerických borovic je často pozorován fenomén serotinie. Jedná se o schopnost dlouhodobého skladování semen v koruně stromu, umožněnou specializovanými šiškami, které se otevírají až po vystavení vysokým teplotám požáru. Do té doby jsou šišky pokryty pryskyřicí, která brání jejich normálnímu otevření a chrání semena před vysokými teplotami požáru, které zpravidla vedou k usmrcení mateřské rostliny. Jedná se o určitou analogii semenné banky a tudíž o časový únik

nepříznivým podmínkám, které by ohrozily vývoj semenáčků. Ten je naopak podpořen tím, že k jejich uchycení dochází po požáru na stanovišti se sníženou kompeticí a zvýšenou dostupností živin, které byly uvolněny z organického materiálu.

Serotinii nalézáme např. u druhů *P. contorta*, *P. banksiana*, *P. serotina* a dalších.

Většina požárů boreálu Severní Ameriky se odehrává v porostech *Picea mariana*, *Pinus banksiana* a *Picea glauca* (Rogers et al., 2015).

Druh *P. mariana* (smrk černý) typicky osidluje živinově nepřiliš bohatá, vlhčí až rašelinná stanoviště, vyhovují mu i podmínky permafrostu. Může dorůstat velikosti až 25 m, někdy však vytváří pouze křovinaté porosty. V souvislosti s požárovou disturbancí je hodnocen jako embracer: vysoce hořlavé dospělé stromy (Rupp et al., 2002) jsou pohlceny požárem a rychle nahrazeny novou generací klíčící ze semen uvolněných ze serotinních šišek (Foster, 1985).

P. banksiana (borovice banksova) je jehličnatá dřevina dorůstající výšky 25 m. Jedná se o druh nejméně náročný na půdní a vlhkostní podmínky: často osidluje živinově chudá skalnatá a písčítá stanoviště s nízkým obsahem vláh – pionýrský druh. Embracer, serotinie (De Grandpré et al., 2000; Rogers et al., 2015).

P. glauca (smrk sivý) se navzdory své exponovanosti požárům se řadí mezi boreální druhy na tyto podmínky nejméně adaptované. Kůra tohoto druhu je tenká a v plátech se odlupující, serotinie ani resprouting u něj nejsou pozorovány. Je ale schopen úspěšně rekolonizovat stanoviště díky žáru odolávající semenné bance v půdě. *P. glauca* je typickým příkladem druhu se strategií avoidance požáru.

Možnou podporou hustého výskytu *P. glauca* v místech, která se zdají být pro druh nesorotinní a neschopný obnovy z meristematických pupenů nevýhodná, je také schopnost šišek vysemenit po požáru do odhalené půdy: aby však mohla být realizována, musí dojít k časové synchronizaci požárové disturbance a dozrávání semen v ještě uzavřených šiškách (Michaletz et al., 2013).

Oproti předchozím druhům je *P. glauca* klimaxovým druhem.

Eurasijské vegetaci dominují druhy typické strategií resistance, ačkoli i případy serotinie některých borovic jsou vzácně popisovány. Pravděpodobným selekčním

tlakem, který pomohl ustálit tuto odpověď na disturbanci požárem, je vyšší relativní výskyt požárových událostí – mezi jednotlivými požáry není perioda dostačující pro dospění populace a zajištění životaschopnosti následující generace, proto je logičtější investice do protektivních, nehořlavých struktur zajišťujících přežití jedince. Suprese korunových požárů je pak podpořena vlhkostí listů opadavých druhů, která je vyšší než u druhů neopadavých (Rogers et al., 2015).

Dominantními jsou v této boreální oblasti druh *Pinus sylvestris* (Borovice lesní) a rod *Larix* (modřín).

Adaptací na pozemní typ požárů je ztlustlá borka, zabraňující poškození živých pletiv žárem, a odhazování mrtvých spodních větví – tím se přeruší kontinuita paliva podél kmene, která by mohla zapříčinit vyšplhání plamenů do koruny jedince (Keeley et al., 2011). Rychlost následné obnovy lesního ekosystému pravděpodobně více než na intenzitě požáru závisí na míře prohoření substrátu, která koreluje s rizikem přežití semenné banky (Schimmel and Granström, 2016).

Přirozený areál *P. sylvestris* se rozkládá od Atlantiku až téměř k Pacifiku, na jihu dosahuje k pohoří Sierra Nevada ve Španělsku a na severu překračuje polární kruh – jedná se tak o stromovitou dřevinu s největším areálem na světě. *P. sylvestris* je výrazně světlomilný druh, osidlující mělké, sušší a živinově chudé půdy písčitého až kamenitého rázu – na úrodnějších stanovištích nedokáže konkurovat druhům tolerantnějším k zastínění (Marozas et al., 2007).

V ČR je *P. sylvestris* zastoupena v tzv. reliktních borech, které mají ostrůvkovitý areál.

I v těchto oblastech však lze díky paleoekologickým datům vypočítat dlouhodobý výskyt opakujících se požárových událostí.

Adaptacemi tohoto druhu na požárovou disturbanci jsou např. hluboký kořenový systém, tlustá kůra a schopnost rychlé regenerace na odhalené minerální půdě.

Navzdory tomu, že vytrvalost listového pokryvu se v boreálních podmínkách považuje za logickou strategii snižující každoroční požadavky na živiny a stavební materiál potřebný pro obnovu listů, významným druhem eurasijských boreálních a subalpínských lesů je opadavý rod *Larix* – pokrývá téměř 20 % jejich plochy (Alexander et al., 2012). V této oblasti, zdánlivě favorizující strategii stálezelených jehličnanů, se umí úspěšně reprodukovat a dlouhodobě udržet zřejmě díky schopnosti

tolerovat extrémně nízké teploty, přežívat na trvale zmrzlé půdě a nízkým nárokům na obsah půdních živin (Rogers et al., 2015). V jižní části areálu jsou modřiny častěji pozorované v horských oblastech, se zvyšující se zeměpisnou šířkou se jejich výskyt přesouvá do nížin, kde vytváří husté porosty. Jižní část areálu zasahuje i do chladné temperátní oblasti (Gower and Richards, 2015). Rod zastupují druhy *L. siberica*, *L. gmelinii*, *L. mastersiana*, *L. cajanderi* a další.

Obranou proti destrukci ohněm je vlhkost pocházející jehlicovitých, opadavých listů, která částečně zabraňuje rozvoji požáru korunového typu.

Proslulá přezdívka „fireweed“ patří druhu *Epilobium angustifolium* (vrbovka úzkolistá). Zasloužil se o ní schopností kolonizovat disturbovaná lesní stanoviště různorodých klimatických i substrátových podmínek (Broderick, 1990) speciálně byl pak jeho výskyt často pozorován na lokalitách lesních spálenišť (Foster, 1985). *E. angustifolium* má přirozený areál v Kanadě. Odtud se díky nízkým nárokům na habitus a hojně produkci drobných, větrem se šířících semen, rozšířil po celé Severní Americe, do téměř celé Evropy i na Dálný východ.

Jedná se o vytrvalou bylinu z čeledi *Onagraceae*. Její vystoupavá lodyha dorůstající někdy délky až 2 m každoročně odumírá a další jaro se opět obnovuje z vytrvalých podzemních pupenů tvořících se na laterálních kořenech.

Na požár je schopná reagovat velmi aktivní vegetativní obnovou (Broderick, 1990), nebo díky semenné bance uložené v půdě. Využívá nízké kompetice nově vytvořeného otevřeného stanoviště, na kterém rychle vytváří hustý porost a kde se může jako dominantní druh udržet po desítky let (Landhausser and Wein, 1993). V případě rychleji postupující sukcese vedoucí např. k zastínění populace, pokryvnost rostlin klesá.

Je pravděpodobné, že semena *E. angustifolium* jsou schopna přežít vysoké teploty požáru, pro prokázání jejich dalších adaptací na požáry je nutné podrobit druh dalšímu zkoumání.

3.4 Temperátní lesy

Temperátní opadavé lesy se rozkládají v oblasti mírného pásma severní polokoule. Jsou charakteristické celoročními srážkami, výrazným vlivem oceanity/kontinentality a sezonalitou (střídání vegetační sezony a období zimního klidu). Dominuje jim

širokolistá vegetace, adaptovaná na sezonalitu mimo jiné shazováním listů na konci vegetační sezony.

Ačkoli je oblast temperátních lesů z hlediska požárové ekologie literaturou nedostatečně komentována, existují případy studií, které i v této oblasti identifikují druhy s potenciálem adaptability na požárovou historii.

Fagus sylvatica (buk lesní) je vytrvalá, stínomilná dřevina z čeledi *Fagaceae*, přirozeně se vyskytující na většině území Evropy. Na vápnitých, dobře provzdušněných mezotrofních půdách s dostatečnou vlhkostí vytváří často nesmíšené porosty – příčinou je rozložitá koruna dospělých jedinců, která vytlačuje řadu světlomilných kompetitorů. Plodem je bukvice.

Buk lesní neprojevuje znaky charakteristickými pro rezistenci vůči požáru (tlustá kůra, resprouting), bylo však prokázáno, že klíčení semen je pozitivně ovlivněno požárem střední severity. Výzkum prováděný na lokalitách v jihozápadních Alpách (Ascoli et al., 2015), které byly vystaveny požárům o různých stupních severity poukazuje na fakt, že vyšší intenzita požáru má za následek snížení počtu semen schopných dalšího vývoje, avšak lokality vystavené požárům o nízké a střední intenzitě vykazují zvýšení klíčivosti semen i úspěšnější uchycení semenáčků. Důvodem je zmenšení vrstvy opadu, odhalení minerální půdy a exponování lepším světelným podmínkách. Je pozorováno, že na destruktivní požárovou disturbanci je *F. sylvatica* schopen reagovat hojným vysemeněním, které by mohlo souviset s vazbou na příhodné podmínky pro klíčení semen, nicméně tato odpověď je pozorována i v případech klimatického či edafického stresu (E Silva et al., 2012).

Synchronizace semenných let a aplikování řízeného vypalování tak skýtá potenciál podpory obnovy těchto biotopů.

3.5 Vřesoviště

Vřesoviště je keřovitý biotop, který se rozkládá na kyselých a živinově chudých půdách, vyznačujících se zejména sníženým obsahem fosforu a dusíku. Dominují mu druhy čeledi *Ericaceae* (především *Calluna vulgaris*, vřes obecný, od něhož je odvozen český název, dále pak *Erica tetralix*, *Vaccinium myrtillum* a další), jež jsou známé svou schopností mykorhizy, která jim umožňuje živinově chudý biotop úspěšně osidlovat. Vedle vřesovišť přirozených se rozsáhlá vřesoviště vyskytují na stanovištích sekundárního bezlesí, udržovaného historicky opakovaným vypalováním, vyřezáváním vyššího porostu a pastvou.

Vřesoviště severní polokoule tvoří druhově chudší společenstva. Kapská oblast Jižní Afriky a vřesoviště Austrálie jsou oproti tomu tvořena společenstvy velmi bohatými, což je zapříčiněno zejména významným podílem endemických druhů.

Evropská vřesoviště v dnešní době čelí riziku postupného zanikání – pastva se na mnoha místech stala neekonomickou a přírodní požár byl po delší období chápán jako narušení přirozeného vývoje a proto potlačován. Management obnovy a zachovy tohoto biotopu však na některých lokalitách postupně opět přikračuje k aplikování řízeného vypalování, s ohledem na historickou návaznost a fakt, že *Calluna vulgaris* se v literatuře často popisuje jako druh vázaný na spáleniště.

Tento druh je jediný zástupce rodu *Calluna*. Jedná se o kalcifugní rostlinu specializovanou na oligotrofní substráty, jejichž pH se pohybuje optimálně mezi 3,2-7. (Maren et al., 2010). Ideálně se vyskytuje v teplém a suchém podnebí. *Calluna vulgaris* je stálezelený keř s drobnými lístky. S přibývajícím stářím dochází k dřevnatění bazální části rostliny, která postupně získává poléhavou tendenci. Kvete v pozdním létě růžově až fialově, plodem je tobolka obsahující velké množství velmi malých semen (průměrně 0,7x0,3 mm). Ta vytváření v půdě vytrvalou semennou banku, která je uložena do 50 mm hloubky ve vrstvě málo rozloženého humusu zvané mor (typický nízkou biologickou aktivitou, kyselým pH a pomalými mineralizačními procesy) nebo vrchní pasáží minerální vrstvy (Schimmel and Granström, 2016).

Calluna vulgaris na požár reaguje dvěma následujícími způsoby: vegetativní obnovou z podzemních orgánů, které jsou před žářem ohně uchráněny, a kolonizací odhaleného prostoru pomocí semenné banky. Hobbs a Gimingham (1984) pozorují, že se zvyšujícím se stářím jedinec ztrácí schopnost vegetativní obnovy a v degenerační fázi

obnovuje již pouze generativně. V souvislosti s tím poukazují na fakt, že k obnově pomocí semenné banky dochází pomaleji než v případě obnovy vegetativní, tudíž příliš dlouhá perioda mezi následujícími disturbancemi může vést ke změně složení vřesovištního společenstva a až k dominanci jiných druhů (*Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* apod.) (Hobbs and Gimingham, 2015).

Ohledně klasických adaptací semen vyplývajících z dlouhodobé koexistence s požáry, tzn. stimulace klíčení semen kouřem /teplem/chemismem prohořelého materiálu atp., se studie rozcházejí. Řada prací na základě neprokázání vlastností typických pro pyrofyty a faktu, že vysoká teplota uvnitř požáru ohrožuje viabilitu semen, popírá, vazbu druhu *Calluna vulgaris* na spáleništní podmínky (Tishkov, 2004; Schimmel and Granström, 2016). Výzkum I. E. Marena a kol. (2010) v oblasti západního Norska ale naopak přinesl výsledky, které ukazují pozitivní odpověď klíčících semen na kouřové částice ve vodném roztoku (vyšší klíčivost vzorku i rychlost klíčení), což je pravděpodobně reakce na karrikin 1.

Navzdory nejednoznačnosti závěrů týkajících se výše diskutované otázky, pro uchycení klíčících semen je požár zřejmě velmi prospěšný coby mechanický faktor. Z drobného semena vřesu vyrůstá hypokotyl o délce přibližně 10 mm (Maren et al., 2010), která však nestačí k tomu, aby se klíček dostal na povrch substrátu a pokračoval v úspěšném vývoji. Žádoucí je pak zásah požáru o intenzitě, která nezpůsobí mortalitu semen, ale pohltí dostatečnou vrstvu humusu, čímž klíčkům umožní cestu k povrchu. Mimo to také spálení nadzemní biomasy zlepší světelné podmínky. Po požáru, vyznačujícím se nižší severitou, může úspěšnému klíčení prospět dodatečná mechanická disturbance.

4 Závěr

Tato práce se zabývá odpovědí vybraných druhů lesních biotopů na požárovou disturbanci, jejíž vliv pomáhal utvářet dnešní složení a fungování rostlinných společenstev a ráz naší planety jako takové. V úvodu se zabývá charakterem požárové disturbance z hlediska jejích vlastností a typů, v jakých se může objevovat v lesních ekosystémech, následně shrnuje a komentuje možné základní strategie, jakými druhy vystavené požáru reagují.

Dále se pak věnuje vybraným druhům, obecně považovaným za pyrofyty či na vázané na požárová stanoviště, typických pro oblasti Mediteránu, Austrálie, boreálních lesů Eurasie a Severní Ameriky a temperátních lesů: charakterizuje je z hlediska ekologických nároků a věnuje se otázce jejich adaptovanosti na požárové disturbance.

Závěrečná část, která odkazuje na možnou navazující diplomovou práci, se v kontextu požárové problematiky věnuje ekologii druhu *Calluna vulgaris*, dominantě vřesovištních biotopů.

5 Seznam pramenů a literatury

- Alexander, H.D., Mack, M.C., Goetz, S., Loranty, M.M., Beck, P.S.A., Earl, K., Zimov, S., Davydov, S., Thompson, C.C., 2012. Carbon Accumulation Patterns During Post-Fire Succession in Cajander Larch (*Larix cajanderi*) Forests of Siberia. *Ecosystems* 15, 1065–1082. doi:10.1007/s10021-012-9567-6
- Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Gómez-dans, J.L., Bradstock, R.A., 2013. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 6445–6447. doi:10.1073/pnas.1211466110/-
/DCSupplemental.www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1211466110
- Ascoli, D., Vacchiano, G., Maringer, J., Bovio, G., Conedera, M., 2015. The synchronicity of masting and intermediate severity fire effects favors beech recruitment. *For. Ecol. Manage.* doi:10.1016/j.foreco.2015.05.031
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20, 387–394. doi:10.1016/j.tree.2005.04.025
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* 16, 45–51.
- Bowman, D.M., Balch, J., Artaxo, P., Bond, W.J., Carlson, J.M., Cochrane, M.A., Antonio, C.M., Defries, R.S., Doyle, J.C., Harrison, S.P., Johnston, F., Keeley, J.E., Krawchuk, M.A., 2009. Fire in the Earth System. *Science* (80-.). 324, 481–484. doi:10.1126/science.1163886
- Bradshaw, S.D., Dixon, K.W., Hopper, S.D., Lambers, H., Turner, S.R., 2011. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends Plant Sci.* 16, 69–76. doi:10.1016/j.tplants.2010.10.007
- Broderick, D.H., 1990. The biology of canadian weeds. 93. *Epilobium angustifolium* L. (Onagraceae). *Plant Sci.* 70, 247–259.
- Catry, F.X., Rego, F.C., Bugalho, M.N., Lopes, T., Silva, J.S., Moreira, F., 2006. Effects of fire on tree survival and regeneration in a Mediterranean ecosystem. *Proc. 5th Int. Conf. For. Fire Res.* doi:10.1016/j.foreco.2006.08.316
- De Grandpré, L., Morissette, J., Gauthier, S., 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. Veg. Sci.* 11, 791–800.
- E Silva, D., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J.L., 2012. Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *For. Ecol. Manage.* 266, 263–272. doi:10.1016/j.foreco.2011.11.031
- Ferran, A., Delitti, W., Vallejo, V.R., 1998. Effects of different fire recurrences in *Quercus coccifera* communities of the Valencia region (Spain). *For. Fire Res.* 2, 1555–1569.

- Foster, D., 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-Pleurozium forests of south-eastern Labrador, Canada. *J. Ecol.* 73, 517–534.
doi:10.2307/2260491
- Gouveia, C., DaCamara, C.C., Trigo, R.M., 2010. Post-fire vegetation recovery in Portugal based on spot/vegetation data. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.* 10, 673–684.
doi:10.5194/nhess-10-673-2010
- Gower, T., Richards, J.H., 2015. Larches : Deciduous Conifers in an Evergreen World. *Bioscience* 40, 818–826.
- Hobbs, R.J., Gimingham, C.H., 2015. STUDIES ON FIRE IN SCOTTISH HEATHLAND COMMUNITIES II . POST-FIRE VEGETATION DEVELOPMENT. *J. Ecol.* 72, 585–610.
- Keeley, J.E., 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: A brief review and suggested usage. *Int. J. Wildl. Fire* 18, 116–126. doi:10.1071/WF07049
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends Plant Sci.* 16, 406–411.
doi:10.1016/j.tplants.2011.04.002
- Konstantinidis, P., Tsiourlis, G., Xofis, P., 2006. Effect of fire season, aspect and pre-fire plant size on the growth of *Arbutus unedo* L. (strawberry tree) resprouts. *For. Ecol. Manage.* 225, 359–367. doi:10.1016/j.foreco.2006.01.011
- Landhausser, S., Wein, R.W., 1993. Postfire Vegetation Recovery and Tree Establishment at the Arctic Treeline: Climate Change Vegetation Response Hypotheses. *J. Ecol.* 81, 665–672.
doi:10.1038/147742b0
- Malanson, G.P., Trabaud, L., Malanson, G.P., Trabaud, L., Emberger, L., 1988. Vigour of Post-Fire Resprouting by *Quercus Coccifera* L . *J. Ecol.* 76, 351–365.
- Maren, I.E., Janovský, Z., Spindelbock, J.P., Daws, M.I., Kaland, P.E., Vandvik, V., 2010. Prescribed burning of northern heathlands: *Calluna vulgaris* germination cues and seed-bank dynamics. *Plant Ecol.* 207, 245–256. doi:10.1007/s11258-009-9669-1
- Marozas, V., Racinkas, J., Bartkevicius, E., 2007. Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal *Pinus sylvestris* forests. *For. Ecol. Manage.* 250, 47–55.
doi:10.1016/j.foreco.2007.03.008
- Mesléard, F., Lepart, J., 1989. Continuous basal sprouting from a lignotuber: *Arbutus unedo* L. and *Erica arborea* L., as woody Mediterranean examples. *Oecologia* 127–131.
- Michaletz, S.T., A., J.E., W., M.E., Grene, D.F., 2013. Timing of fire relative to seed development may enable non-serotinous species to recolonize from the aerial seed banks of Earth System fire-killed trees. *Biogeosciences* 10, 5061–5078. doi:10.5194/bg-10-5061-2013
- Nelson, D.C., Riseborough, J.-A., Flematti, G.R., Stevens, J., Ghisalberti, E.L., Dixon, K.W.,

- Smith, S.M., 2009. Karrikins Discovered in Smoke Trigger Arabidopsis Seed Germination by a Mechanism Requiring Gibberellic Acid Synthesis and Light. *Plant Physiol.* 149, 863–873. doi:10.1104/pp.108.131516
- Pausas, J.G., 1997. Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *J. Veg. Sci.* 8, 703–706. doi:10.2307/3237375
- Pausas, J.G., Carbó, E., Caturla, R.N., Gil, J.M., Vallejo, R., 1999. Post-fire regeneration patterns in the eastern Iberian Peninsula. *Acta Oecologica* 20(5), 499–508. doi:10.1016/S1146-609X(00)86617-5
- Pausas, J.G., Vallejo, V.R., 1999. The role of fire in European Mediterranean Ecosystems, in: Chuvieco, E. (Ed.), *Remote Sensing of Large Wildfires in the European Mediterranean Basin*. Springer-Verlag, pp. 3–16.
- Rogers, B.M., Soja, A.J., Goulden, M.L., Randerson, J.T., 2015. Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nat. Geosci.* 8, 228–234. doi:10.1016/j.cognition.2008.05.007
- Rupp, T.S., Starfield, A.M., Chapin, F.S., Duffy, P., 2002. Modeling the impact of black spruce on the fire regime of alaskan boreal forest. *Clim. Change* 55, 213–233.
- Schimmel, J., Granström, A., 2016. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77, 1436–1450.
- Thomas, P.A., McAlpine, R.S., 2010. Fire in the forest.
- Tishkov, A.A., 2004. Forest fires and dynamics of forest cover, in: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*.
- Trabaud, L., 1991. Fire regimes and phytomass growth dynamics in a *Quercus coccifera* garrigue. *J. Veg. Sci.* 2, 307–314. doi:10.2307/3235921